ПАРАЗИТОЛОГИЯ, VIII, 5, 1974

УДК 576.895.132

КАРИОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ФОРМ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД СБОРНОГО ВИДА DITYLENCHUS DIPSACI

В. Н. Барабашова

Научно-исследовательский институт биологии
Харьковского университета

Кариотипы стеблевых нематод лука, земляники, петрушки, флоксов и одуванчика изучались в делящихся половых клетках на постоянных препаратах половых трубок этих нематод. Подсчет хромосом показал различную степень генетической неоднородности этих дитиленхов. Установлен значительный внутривидовой и внутрипопуляционный полиморфизм по числу хромосом у этих форм при модальном числе n=12 у дитиленхов лука, земляники, петрушки и флоксов и преобладающих хромосомных числах n=22 и 24 у стеблевой нематоды одуванчика. Это, по-видимому, дает основание исключить дитиленха одуванчика из состава сборного вида *Ditylenchus dipsaci*.

Актуальность изучения кариотипов разных форм стеблевых нематод рода *Ditylenchus* (сем. *Tylenchidae*) определяется неясностью их систематического положения. Несмотря на то что некоторые из специализированных по питанию рас дитиленхов выделены в самостоятельные виды (дитиленхи лука, земляники, флоксов и др.), они не общепризнаны. Это объясняется отсутствием четких морфологических различий между ними и значительной вариабельностью признаков внутри каждой из рас (видов?) в зависимости от абиотических и биотических факторов. Выяснение их таксономического статуса представляет не только теоретический интерес, но имеет также значение для практики борьбы с особо вредными дитиленхами. Поэтому в последние годы для решения этого вопроса многими авторами используются генетико-физиологический и кариологический критерии (Sturhan, 1969, 1970; Webster, 1967; Ладыгина 1969, 1970, и др.). Изучение кариотипов дитиленхов может способствовать также выявлению генетически обусловленных различий у форм стеблевых нематод, находящихся на разных стадиях внутривидовой дивергенции.

Сведения о кариотипах стеблевых нематод очень немногочисленны; они имеются лишь в работах Парамонова (1962) и Штурхана (Sturhan, 1969, 1970). В монографии Парамонова приведены хромосомные числа для *Ditylenchus destructor* Thorne (2n=24) и *D. dipsaci* v. *fragaria* (2n=16). Штурхан (1969, 1970) исследовал ряд рас *D. dipsaci*, перечень которых он, к сожалению, не приводит, и получил для большинства из них 2n=24, кроме двух, по всей вероятности, полиплоидных форм из полевых бобов и подорожника (2n=54).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проводилось изучение кариотипов ряда биологических рас (видов?) стеблевых нематод: дитиленхов лука — *D. allii* (Beijerink, 1883)=*D. dipsaci* (Kühn, 1857), Fil., 1936; земляники — *D. fragaria* Kirjan., 1951=

=*D. dipsaci*; флоксов — *D. phloxidis* Kirjan., 1951 = =*D. dipsaci* и *D. dipsaci* петрушки и одуванчика.

Хромосомы изучались на делящихся половых клетках отпрепарированных половых трубок самцов и самок нематод. Окраска нематод проводилась ацет-орсеином по методу, применявшемуся Триантофилоу и Гиршман (Triantaphillou a. Hirschmann, 1966) для *Anguina tritici*, но несколько нами модифицированному. Аналогично проводилась окраска пропионовым орсеином. Кроме того, применяли окрашивание полихромным синим по Унна с измененной последующей проводкой препаратов. Постоянные препараты заключали в канадский бальзам.

Подсчет хромосом проводили в основном в сперматоцитах и ооцитах в поздней профазе, метафазе и анафазе, а также в чрезвычайно редко встречающихся метафазных пластинках в оогониях и сперматогониях. Для этой цели были изготовлены препараты половых трубок 2018 особей дитиленхов лука, 1808 — дитиленхов земляники, 2169 — дитиленхов петрушки, 1868 — дитиленхов флоксов и 2020 — дитиленхов одуванчика. Необходимость изготовления большого количества препаратов обусловлена тем, что половые клетки у стеблевых нематод немногочисленны, в связи с чем благоприятные для подсчета хромосом фигуры деления встречаются сравнительно редко, а пластинки с удачным для изучения расположением хромосом — еще реже (см. таблицу). Следует подчеркнуть, что изучение

Изменчивость числа хромосом в половых клетках некоторых форм дитиленхов

Формы дитиленхов	Число исследованных особей	Число клеток, в которых подсчитаны хромосомы	Число клеток с числом хромосом (n)										Процент аберрантных клеток		
			11	12	13	14	20	22	24	26	28	30	гипомодальные, $n < 12$	гипермодальные, $n > 12$	всего
Луковая	♂♂ — 999	77	2	44	30	1	—	——	—	—	—	—	2.6+1.8	40.3+5.5	42.9+5.6
	♀♀ — 1019	29	—	21	8	—	—	—	—	—	—	—	—	27.6+8.2	26.2+8.2
	Всего — 2018	106	2	65	38	1	—	——	—	—	—	—	1.9+1.0	36.8+4.6	38.7+4.7
Земляничная	♂♂ — 619	78	1	60	15	2	—	—	—	—	—	—	1.3+1.2	21.8+4.6	23.1+4.7
	♀♀ — 1189	29	—	26	2	1	—	—	—	—	—	—	—	10.3+5.6	10.3+5.6
	Всего — 1808	107	1	86	17	3	—	—	—	—	—	—	0.9+0.9	18.7+3.7	19.6+3.8
Петрушковая	♂♂ — 1021	77	—	66	10	1	—	—	—	—	—	—	—	14.3+3.9	14.3+3.9
	♀♀ — 1148	13	—	11	2	—	—	—	—	—	—	—	—	15.4+10.0	15.4+10.0
	Всего — 2169	90	—	77	12	1	—	—	—	—	—	—	—	14.4+3.7	14.4+3.7
Флоксовая	♂♂ — 692	106	2	89	15	—	—	—	—	—	—	—	1.9+1.3	14.1+3.2	16.0+3.5
	♀♀ — 1176	11	—	7	4	—	—	—	—	—	—	—	—	36.4+13.3	36.4+13.3
	Всего — 1868	117	2	96	19	—	—	—	—	—	—	—	1.7+1.1	16.2+3.4	17.9+3.5
Одуванчиковая	♂♂ — 912	39	—	—	—	—	1	24	8	4	1	1	*	—	—
	♀♀ — 1108	3	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—		—	—
	Всего — 2020	42	—	—	—	—	1	25	10	4	1	1		—	—

* Процент аберрантных клеток для стеблевой нематоды одуванчика не приведен в связи с малым числом исследованных пластинок у самок этой нематоды.

кариотипов дитиленхов связано со значительными трудностями из-за микроскопических размеров стеблевых нематод, трудоемкости методики изготовления препаратов половых трубок, ограниченного количества располагающихся в них делящихся половых клеток и малой величины самих хромосом.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомы очень сходны у всех изученных нами форм дитиленхов. В состоянии наибольшей спирализации они представляют собой округлоовальные тельца размером от 0.5 до 1 мк. В некоторых случаях наблюдаются спутники или фрагменты (рис. 1). В ряде случаев в одной пластинке встречаются хромосомы, несколько отличающиеся по величине, однако установить постоянные различия в размерах и разделить их на группы не удается из-за чрезвычайно мелких размеров и, по-видимому, разной степени спирализации хромосом. Следует отметить, что из-за мелких размеров хромосом фитонематод морфология их остается не исследованной, затруднен также точный подсчет их числа для некоторых видов (Gotten, 1965). Наиболее изучены в настоящее время кариотипы представителей сем. *Heteroderidae*; однако при использовании этих данных для обсуждения вопросов филогении гетеродерид (Triantaphillou, 1966) оказалось возможным оперировать лишь хромосомными числами. Результаты подсчета числа хромосом в делящихся половых клетках стеблевых нематод приведены в таблице. Для всех изученных форм дитиленхов характерно, что частота встречаемости метафазных и анафазных пластинок в половых клетках самцов значительно превышает таковую у самок. Именно с этим связано существенное различие в числе полученных пластинок у нематод разного пола, несмотря на то что по всем изученным формам стеблевых нематод изготовлено больше препаратов половых трубок самок, чем самцов. Это явление отмечалось также для ряда других животных, в частности для ящериц (Куприянова и Арронет, 1969).

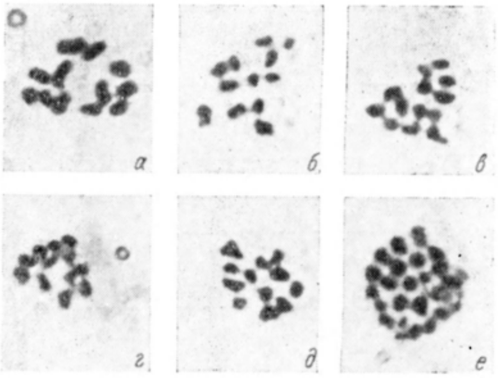

Рис. 1. Кариотипы стеблевых нематод.

а — дитиленха земляники (n=12); *б* — дитиленха петрушки (n=12); *в* — то же (n=13), одна хромосома со спутником; *г* — дитиленха лука (n=12); *д* — дитиленха флоксов (n=12); *е* — дитиленха одуванчика (n=24); МБИ-6;15×90.

Анализ полученных данных показал различную степень генетической неоднородности стеблевых нематод, входящих в состав сборного вида *D. dipsaci*. Во-первых, большой интерес представляет тот факт, что преобладающие хромосомные числа у стеблевой нематоды одуванчика (п=22 и 24) значительно отличаются от модального числа хромосом дитиленхов лука, земляники, флоксов и петрушки (n=12) (см. таблицу, рис. 2, *2*). Это, по-видимому, дает основание исключить стеблевую нематоду одуванчика из состава сборного вида *D. dipsaci*. Дальнейшее всестороннее изучение кариотипов стеблевых нематод даст возможность решить вопрос о том, является ли дитиленх одуванчика самостоятельным видом, а также, имеет ли место в данном случае явление полиплоидии. Кроме того, необходимо отметить, что полученное нами модальное число хромосом у стеблевой нематоды земляники не совпадает с данными Парамонова (1962). Во-вторых, выявлено, что кариофонд каждой из изученных нами форм дитиленхов представлен кариотипами с разным числом хромосом, что свидетельствует о значительной их гетерогенности. Так, обнаружен определенный процент пластинок с 11, 13 и 14 хромосомами у дитиленхов лука, флоксов, земляники и петрушки при модальном числе п=12. У стеблевой нематоды одуванчика преобладающие хромосомные числа n=22 и 24, но встречались также пластинки с 20, 26, 28 и 30 хромосомами (рис. 2, см. таблицу). О единичных случаях нахождения хромосомных аберраций у ряда форм *D. dipsaci* сообщает также Штурхан (1969, 1970), но он считает неясным, влияет ли появление сверхкомплектных хромосом или отсутствие отдельных хромосом на формирование отличительных признаков у дитиленхов. По нашим данным, частота встречаемости абберрантных клеток сходна у стеблевых нематод земляники, петрушки и флоксов и значительно выше у лукового дитиленха (см. таблицу).

У дитиленха одуванчика в четырех случаях в парных анафазных пластинках наблюдалось соответственно 22 и 26 хромосом, вероятно, за

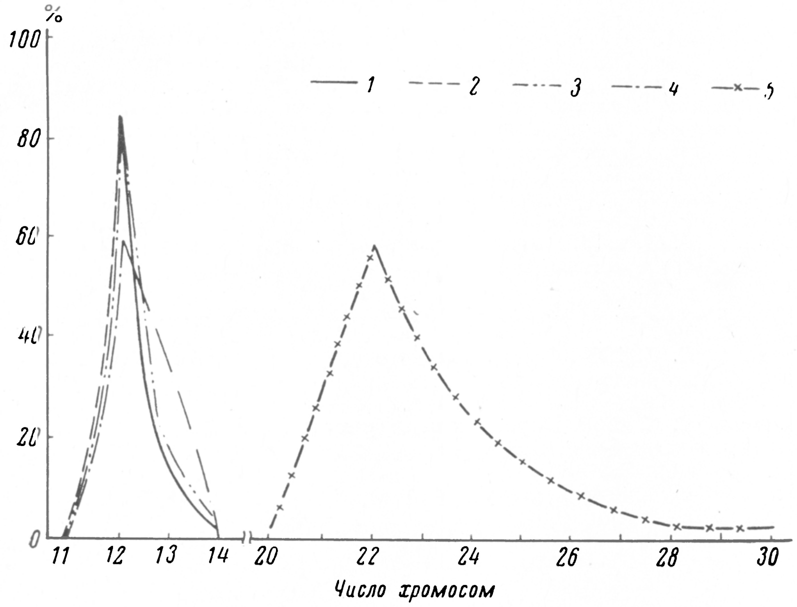

Рис. 2. Вариабельность хромосомных чисел у разных форм дитиленхов.

1 — петрушки; *2* — флоксов; *3* — земляники; *4* — лука; *5* — одуванчика.

счет неправильного расхождения хромосом в метафазе. Вместе с тем анализ изучаемого материала показал, что у исследованных нами форм стеблевых нематод среди клеток с аберрантным кариотипом гипермодальные клетки значительно превалируют над гипомодальными. Интересно, что для млекопитающих и человека отмечено обратное явление — преобладание среди анеуплоидных гипомодальных клеток (Евсиков и Евсюков, 1970; Керкис и Раджабли, 1969, и др.). Возникновение анеуплоидии в результате нерасхождения гомологичных хромосом должно вести к равновероятному появлению гипо- и гипермодальных клеток. Поэтому, несмотря на установление у дитиленхов в некоторых отдельных случаях такого нерасхождения, все же нужно считаь, что вопрос об основных механизмах этого явления остается открытым.

Существование кариотипов с разными числами хромосом в природных популяциях известно для ряда животных и растений. Щербаков (1965, 1969), исследовавший это явление у мошек (*Simuliidae*), предложил назвать его кариотипическим или геномным полиморфизмом. Такой полиморфизм, обнаруженный им у мошек *Odagmia ornata*, автор рассматривает, как один из путей симпатрического видообразования.

Полученные нами данные говорят о наличии у стеблевых нематод аналогичного явления — значительного внутривидового и внутрипопуляционного полиморфизма по числу хромосом. Известно, что дитиленхи являются биологически прогрессирующей группой фитогельминтов. Они широко распространены во всем мире, поражают сотни видов растений и находятся в настоящий эволюционный период в стадии интенсивного формообразования. С этим и связаны трудности в разрешении вопросов, касающихся их таксономического статуса. Изучение кариотипического полиморфизма стеблевых нематод имеет определенное значение для понимания микроэволюции этой группы. Можно предполагать, что такой полиморфизм, нарушая генетическое равновесие, с одной стороны, лежит в основе приспособления стеблевых нематод-полифагов к разным растениям-хозяевам, а с другой — является предпосылкой расщепления этой группы на самостоятельные генетические системы, т. е. предоставляет материал для дивергирующего отбора.

Литература

Евсиков В. И. и Евсюков Н. Н. 1970. Соматическая анеуплоидия у норок разной плодовитости. Генетика, 4 (12) : 51—57.

Керкис Ю. А. и Раджабли С. И. 1966. Возрастная изменчивость кариотипа в соматических клетках человека. Цитология, 8 (2) : 282—285.

Куприянова Л. А. и Арронет В. Н. 1969. Описание кариотипа ящерицы Eremias velox. Цитология, 11 (8) : 1057—1060.

Ладыгина Н. М. 1969. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. I. Скрещивание дитиленхов лука, земляники и клевера. Паразитол., 3 (6) : 559—567.

Ладыгина Н. М. 1970. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. II. Скрещивание дитиленхов лука, чеснока и картофеля. Паразитол., 4 (2) : 133—135.

Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии. Изд. АН СССР, М. (1) : 256—259.

Щербаков Е. С. 1965. Сезонная динамика численности личинок мошек (Simuliidae, Diptera) с различными кариотипами и геномный полиморфизм. Журн. общ. биол., 26 (6) : 635—666.

Щербаков Е. С. 1969. Кариоэкология симулид (Diptera, Simuliidae). Геномная структура кариофонда Odagmia ornata с дополнительными хромосомами. Зоол. журн., 48 (4) : 559—566.

Gotten J. 1965. Cytological investigations in the genus Heterodera. Nematologica, 14 (3) : 337—342.

Sturhan D. 1969. Das Rassenproblem bei Ditylenchus dipsaci. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin—Dahlem, 136 : 87—98.

Sturhan D. 1970. Ditylenchus dipsaci — doch ein Artenkomplex? Nematologica, 16 (2) : 227—228.

Triantophyllou A. C. 1966. Polyploidy and reproductive patterns in the root-knot nematode Meloidogine hapla. J. Morphol., 118 (3) : 403—413.

Triantaphyllou A. C. a. Hirschmann H. 1966. Gametogenesis and reproduction in the wheat nematode, Anguina tritici. Nematologica, 12 (3) : 437—442.

Webster J. 1967. The significance of biological races of Ditylenchus dipsaci and their hibrids. Ann. Appl. Biol., 59 (1) : 77—83.

KARYOTYPICAL PECULIARITIES OF SOME FORMS OF STEM EELWORMS OF THE COLLECTIVE SPECIES DITYLENCHUS DIPSACI

V. N. Barbashowa

SUMMARY

Karoytypes of the stem eelworms of onion, wild strawberry, parslei, floxes and dandelion were studied. Different levels of genetic heterogeneity of these forms are shown. It was established taht the modal number of chromosomes in the stem eelworms of onion, wild strawberry, floxes and parslei is $n=12$ while dominant chromosome numbers in the stem eelworm of dandelion are $n=22$ and $n=24$. This suggest that the stem eelworm of dandelion can be excluded from the collective species *D. dipsaci*.

A considerable intraspecific and intrapopulation polymorphism in the number of chromosomes found in the stem eelworms in of great interest for further studies of the evolution of these phytohelminths.